植 物 分 类 学 报 32 (6): 504—513 (1994)
Acta Phytotaxonomica Sinica

ELYMUS SIBIRICUS, *E. NUTANS* 和 *E. BURCHAN-BUDDAE* 的形态学鉴定及其染色体组亲缘关系的研究*

卢宝荣
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，北京 100093)

MORPHOLOGICAL IDENTIFICATION OF *ELYMUS SIBIRICUS*, *E. NUTANS*, AND *E. BURCHAN-BUDDAE*, AND THEIR GENOMIC RELATIONSHIPS

Lu Bao-rong
(*Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Beijing 100093)

Abstract In order to investigate morphological variations of *Elymus sibiricus* L., *E. nutans* Griseb., and *E. burchan-buddae* (Nevski) Tzvelev [=*Roegneria nutans* (Keng) Keng], and to explore their systematic relationships, six morphological characters were measured and compared between the *Elymus* species. Interspecific hybridizations between *E. nutans* and *E. sibiricus*, and *E. burchan-buddae* were carried out with the aid of embryo rescue. Chromosome pairing behaviour was also analysed at metaphase-Ⅰ of meiosis in pollen mother cells of F_1 hybrids. Morphologic characters, such as length of spikes and length of glumes varied considerably between different individuals of each species, whereas length and width of paleas were quite stable and different between species. The interspecific hybrids were completely sterile and their meioses were irregular. Meiotic configuration of *E. nutans*×*E. burchan-buddae* was 7.70 Ⅰ +13.40 Ⅱ +0.06 Ⅲ +0.08 Ⅳ, whereas that of *E. sibiricus*×*E. nutans* was 11.98 Ⅰ +9.61 Ⅱ +0.64 Ⅲ +0.39 Ⅳ +0.01 Ⅴ. It is concluded from the morphological and cytological study that (1) it is possible to identify the three *Elymus* species using the palea character, in addition to other traditionally applied characters; (2) *Elymus nutans* and *E. burchan-buddae* have a comparatively high genomic relationship, while *E. nutans* and *E. sibiricus* have a relatively low genomic affinity to one another; and (3) a certain chromosome pairing regulator was presented in the hybrid between *E. burchan-buddae* and *E. nutans*.

* 作者诚挚地感谢王宽诚教育基金的资助。
The author gratefully acknowledges the support of K. C. Wang Education Foundation, Hong Kong.
1994-04-04 收稿。

Key words Triticeae; *Elymus*; morphological variation; genomic analysis; species relationship

摘要 为了进一步研究 *Elymus sibiricus* L.、*E. nutans* Griseb. 和 *E. burchan-buddae* (Neuski) Tzelev [=*Roegneria nutans* (Keng) Keng] 的外部形态差异及其系统学关系，本文对这三种植物的 6 个穗部形态性状进行了观测和比较，并对这三个 *Elymus* 种进行了种间杂交及杂种 F_1 的减数分裂染色体配对行为的分析研究。结果表明：这三个 *Elymus* 种的穗长及颖长等性状均变异很大，而内稃的长、宽则变异不大并具有明显的种间差异。*E. nutans*×*E. barchan-buddae* 及 *E. nutans*×*E. sibiricus* 的杂种 F_1 均完全不育，减数分裂不规则。*E. nutans*×*E. burchan-buddae* 杂种 F_1 的减数分裂构型为：7.70 Ⅰ +13.40 Ⅱ +0.06 Ⅲ +0.08 Ⅳ，而 *E. sibiricus*×*E. nutans* 杂种 F_1 的构型为 11.98 Ⅰ +9.61 Ⅱ +0.64 Ⅲ +0.39 Ⅳ +0.01 Ⅴ。由本实验的形态学和细胞学的研究结果得出以下结论：1. 利用内稃形态性状并结合穗部其它性状的差异能对这三个物种进行较准确的鉴定；2. *E. nutans* 与 *E. burchan-buddae* 的亲缘关系较近，而 *E. nutans* 与 *E. sibiricus* 的亲缘关系则较远；3. *E. burchan-buddae*×*E. nutans* 的杂种 F_1 中存在着染色体配对控制因子。

关键词 小麦族；披碱草属；形态变异；染色体组分析；物种关系

一、前 言

Elymus L. 是禾本科小麦族 (Poaceae, Triticeae) 中最大的一个属，全世界约有该属植物 150 个种 (Love 1984)，广泛地分布于全球各地，特别是北半球温带地区。根据最新的中国植物志记载 (郭本兆等 1987)，我国约有 80 余种 (包括 *Roegneria* Koch 属在内)。*Elymus* 属所含的物种均为多年生和多倍体，其染色体数目的变化范围在 2n=4x=28，2n=6x=42 到 2n=8x=56 之间。由于该属的许多物种分布广泛、生态多样，因此，在它们的个体及各居群之间存在着很大的形态变异，这给该属内种一级的分类和鉴定带来了不少的困难。在 *E. sibiricus* L.、*E. nutans* Griseb. 及 *E. burchan-buddae* (Nevski) Tzvelev [(syn. *Agropyron nutans* Keng, *Roegneria nutans* (Keng) Keng)] 这三个种的鉴定和分类中形成的长期混乱状况就是上述诸多困难中的一例。

传统上对 *E. sibiricus*、*E. nutans* 及 *E. burchan-buddae* 的形态划分通常是以穗状花序的形态、每穗轴节上着生小穗的数目及颖先端芒的有无等性状来进行的。以下是中国植物志 (郭本兆等 1987) 对这三个 *Elymus* 种进行形态鉴定的检索标准：

1. 小穗常单生于每穗轴节 ………………………… 1. **E. burchan-buddae**
1. 小穗常以 2 至多数着生于每穗轴节
    2. 穗状花序较紧密，小穗排列多少偏于穗轴的一侧，颖先端具芒尖 ………… 2. **E. nutans**
    2. 穗状花序长而疏松，小穗排列不偏于一侧，颖先端具短芒 ………………… 3. **E. sibiricus**

然而，我们在野外进行标本的采集及对各植物标本馆腊叶标本的观察中发现这三种植物的上述形态特征变异幅度很大，*E. sibiricus* 的穗状花序时常会紧密，颖先端的短芒也会变为芒尖，特别是分布在海拔较高地区的 *E. sibiricus* 更是如此。因此造成了不少学者对 *E. sibiricus* 和 *E. nutans* 标本的错误鉴定而误认为 *E. sibiricus* 有二种细胞型，即：2n=4x=28 和 2n=6x=42 (Bowden 1964；卢宝荣等 1990)。此外，*E. burchan-buddae* 在肥沃的土壤条件下也可偶见每穗轴节着生两枚以上穗的现象，而 *E. nutans* 在土壤瘠薄和

干旱的环境下也会出现每穗轴节小穗单生的情况。因而有的学者曾将 *E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* [*R. nutans* (Keng) Keng] 合并为一个种（陈守良等 1978）。尽管形态鉴定方面仍存在不少的问题，但对上述三个种的系统学关系却没有较深入的研究报道。

为了澄清上述三种植物在形态学鉴定和分类上存在的混乱，并探索它们的生物系统学关系，本文对这三个物种的 6 个穗部形态性状，特别是内稃的形态构造进行了比较观察。同时，还对它们进行了种间杂交，并观察分析了各亲本种及杂种 F_1 减数分裂中期 I 染色体的配对行为，以了解这三个 *Elymus* 种不同染色体组之间的同源关系。

二、材料与方法

对于 *E. sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 的形态学观察研究基于笔者对如下植物标本馆腊叶标本的观察比较：中国科学院植物研究所（PE），中国科学院江苏植物研究所（NAS），南京大学生物系（N），中国科学院成都生物研究所（CDBI），俄罗斯科学院 V. L. Komarov 植物所（LE）和瑞典隆德大学植物博物馆（LD）。对 *Elymus* 属的概念采取 Tzvelev（1976）和 Love（1984）的分类系统。

用于种间杂交的材料来自野外采集的种子，各材料的分布、染色体数目、染色体组构成及其来源均列于表 1 中。

表 1 用于杂交的三种 *Elymus* 植物及其染色体数目、染色体组、分布和来源
Table 1 Chromosome numbers, genomic constitutions, general distributions, and localities of the *Elymus* species used in crosses

种名及编号 Species and accession No.	分 布* Distribution	2n	染色体组** Genomes	产 地 Locality
E. sibiricus L.	欧亚大陆北部 北美 Northern Eurasia, North America			
H 3094		28	SH	Altai Mount., Russia
H 3341		28	SH	Altai Mount., Russia
H 9078		28	SH	Wutai Mount., Shanxi China,
E. burchan-buddae (Nevski) Tzvelev [=*R. nutans* (Keng) Keng]	中国西部 Western China			
H 7189		28	SY	Aba, Sichuan, China
H 7245		28	SY	Songpan, Sichuan, China
H 7261		28	SY	Songpan, Sichuan, China
H 7358		28	SY	Hongyuan, Sichuan, China
H 7379a		28	SY	Hongyuan, Sichuan, China
E. nutans Griseb.	东亚及中亚 Eastern and Central Asia			
H 7070		42	SHY	Xining, Qinghai, China
H 7224		42	SHY	Songpan, Sichuan, China
H 7229		42	SHY	Songpan, Sichuan, China
H 7362		42	SHY	Hongyuan, Sichuan, China
H 8911		42	SHY	Kangding, Sichuan, China

* Based on Tzvelev (1976) and Kuo *et al.* (1987).
* * Based on Dewey (1984), Lu and Bothmer (1990b), and Lu (1993).

对上述三个 *Elymus* 种的 50 个以上的个体分别进行了穗长、每穗轴节（由下至上的第三穗轴节）着生小穗的数目、颖长、内稃长、宽等性状的测量。然后取每一性状的平均值，在各种间进行比较。

所有亲本材料的栽培及杂交均在温室内进行。种间杂交方法、杂种幼胚的割离、培养方法及杂种 F_1 植株的管理、培养基配方等均参见 Lu and Bothmer (1989) 以及 Bothmer *et al*. (1983) 等的介绍。

将亲本种及种间杂种 F_1 的幼穗置于卡诺氏-Ⅱ固定液（纯酒精：氯仿：冰醋酸＝6：3：1）中固定 6 小时以上，然后在盐酸酒精洋红（Snow 's carmine）中进行整穗染色。上述细胞学材料的固定、染色及制片的过程及方法详见 Lu and Bothmer (1990a) 的介绍。对亲本种和杂种 F_1 染色体配对行为的镜检和分析是在花粉母细胞（PMS）的减数分裂中期Ⅰ（MI）中进行的。

将各杂种 F_1 的成熟花粉粒在棉蓝染液中染色 1 小时以上，镜检并统计花粉粒的活力（可染色性）。杂种结实率的统计在自然授粉状况下进行。

三、实　验　结　果

（一）*E. sibiricus*、*E. nutans* 及 *E. burchan-buddae* 的形态学比较

对 *Elymus* 3 个种不同个体的 6 个形态性状的观测统计结果列于表 2。该表中的数据分析结果表明穗状花序的长度在 3 个种之间有明显的差异，穗长的统计值依次为 *E. sibiricus*＞*E. nutans*＞*E. buchan-buddae*，但该性状在各个种内的变异幅度很大。绝大部分 *E. sibiricus* 和 *E. nutans* 个体的穗轴均着生 2 枚小穗，但在极少的个体中也观察到每穗轴节着生 1 枚小穗的情况。而 *E. burchan-buddae* 所有个体的小穗均单生于穗轴节上。*E. sibiricus* 的颖长明显大于 *E. nutans* 和 *E. burchan-buddae*，且大部分 *E. sibiricus* 个体颖的先端均具芒。*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 的颖长较为接近，颖芒的有无在这两个种不同个体中也有一定程度的变异（见表 2）。颖长在这 *Elymus* 属三个种的个体之间均有较大幅度的变异。内稃的形态在这 3 个种之间亦有明显的差异，而其长度和宽度在这 3 个种的不同个体间的变异幅度较小。内稃长的统计值依次为 *E. sibiricus*＞*E. nutans*＞*E. burchan-buddae*，而内稃宽度则为 *E. burchan-bauddae*＞*E. nutans*＞*E. sibiricus*（见表 2）。因而该 *Elymus* 属 3 个种之间内稃的长宽比差异较为明显，分别为 10.17（*E. sibiricus*）、7.01（*E. nutans*）和 6.26（*E. burchan-buddae*）。

对内稃形态的观察和比较也表明这 3 个 *Elymus* 种之间有各自的特点。*E. sibiricus* 内稃的形态相对较为狭长而呈披针形，内稃自中部向上逐渐狭窄而形成明显的尖端，内稃两脊上的纤毛较为细小而密集（见图版 1：A）。*E. nutans* 的内稃呈长椭圆形，内稃先端也呈尖形，但内稃两脊上的纤毛较粗壮而排列较稀疏（见图版 1：B）。*E. burchan-buddae* 的内稃呈长椭圆形或长圆形，内稃先端呈平截或圆形，内稃两脊较为粗壮，脊上的纤毛较粗大而排列较稀疏（图版 1：C）。

表2 *Elymus sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 6个形态性状测量的结果

Table 2 The result of measurements of 6 morphological characters in *Elymus sibiricus*, *E. nutans*, and *E. burchan-buddae*

种名 Species	穗长 Length of spikes	每穗轴节小穗数 No. of spikelets per node	第一颖长 Length of 1 glumes	第二颖长 Length of 2 glumes	内稃长 Length of palae	内稃宽 Width of palea	内稃长宽比 Length/width of palae
E. sibiricus	150.01 (±29.92)	1.87 (±0.34)	6.65 (±1.24)	8.23[a] (±1.46)	9.75 (±0.85)	0.96 (±0.08)	10.17
E. nutans	101.17 (±21.46)	1.93 (±0.25)	4.38 (±1.04)	5.87[b] (±1.59)	7.58 (±0.46)	1.08 (±0.15)	7.01
E. burchan-buddae	78.33 (±15.53)	1.00 (±0.00)	4.35 (±1.32)	5.28[c] (±1.18)	7.57 (±0.61)	1.21 (±0.15)	6.26

a. 约10%个体的颖不具芒。 About 10% of individuals have awnless glumes.
b. 约40%个体的颖具3—5 mm长的小芒。 About 40% of individuals have awned (3—5 mm) glumes.
c. 约7%个体的颖具长于2 mm的芒。 About 7% of individuals have awned (>2 m) glumes.

(二) 种间杂交结果和杂种 F_1 的形态及育性

种间杂交的结果见表3。种间杂交的结实率变异较大，在11.8—100.0%之间，结实率最高的组合是 *E. buchan-buddae*×*E. nutans*（77.8—100.0%），而其反交及 *E. sibiricus*×*E. nutans* 正反交的结实率均较低，在50%以下。除杂交组合 *E. nutans*×*E. burchan-buddae* 外，各组合的杂种种子中所含的幼胚数（11.1—41.7%）及杂种成苗率（11.1—37.5%）均有不同程度的下降。杂种 F_1 的形态特征一般介于双亲的形态之间。各杂种的每穗轴节在大多数情况下均着生两枚以上的小穗。杂种 F_1 植株较亲本种弱小，特别是组合 *E. burchan-buddae*×*E. nutans* 的杂种 F_1 这种情况尤为明显。

表3 *Elymus sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 的种间杂交结果

Table 3 The result of interspecific crosses between *Elymus sibiricus*, *E. nutans*, and *E. burchan-buddae*

杂交组合 Combinations (♀×♂)	杂交号 Crossing No.	授粉小花数 No. of florets pollinated	结实数 Seet set		成胚数 Embryos		植株数 Plants	
			No.	%*	No.	%*	No.	%*
E. burchan-buddae×*E. nutans*	BB 6876	18	16	88.9	2	11.1	2	11.1
E. burchan-buddae×*E. nutans*	BB 6907	14	14	100.0	2	14.3	2	14.3
E. burchan-buddae×*E. nutans*	BB 6943	18	14	77.8	4	22.2	4	22.2
E. burchan-buddae×*E. nutans*	BB 6963	12	11	91.7	4	22.2	4	22.2
E. nutans×*E. burchan-buddae*	BB 6952	17	2	11.8	2	11.8	2	11.8
E. sibiricus×*E. nutans*	BB 7252	22	5	22.7	3	13.6	3	13.6
E. nutans×*E. sibiricus*	BB 7299	24	10	41.7	10	41.7	9	37.5

* 均为授粉小花数的百分比。As the percentage of pollinated florets.

所有杂种 F_1 植株均能正常抽穗，但其花药在花粉成熟时不能开裂散粉。与各亲本种呈饱满的圆形的成熟花粉粒相比较，杂种 F_1 的花粉粒均皱缩而不饱满，也不能为棉蓝所染色。通过对大量杂种穗状花序的观察，并未发现杂种结实，因此该杂种完全不育。与此相对应，各亲本种的花药均能正常开裂散粉，花粉粒的可染色性在90%以上，亲本种的结实率也在80—90%之间。

(三) 亲本及杂种 F_1 的细胞学

Elymus sibiricus、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 这3个亲本种的体细胞染色体数目

非常稳定，分别为 2n＝28、2n＝42 和 2n＝28。关于这 3 个种的染色体数目，过去已有不少报道（Bowden，1964；Dewey，1984；Lu *et al*.，1990a，b；卢宝荣等，1990；Lu，1993）。这 3 个 *Elymus* 亲本种的 PMC 中染色体数目也与体细胞中的染色体数目相吻合。各亲本种减数分裂十分正常，在减数分裂 MI，同源染色体主要形成环状二价体以及频率极低的单价体。在 *E. nutans* 中有少量的三价体和四价体形成（表 1 及图版 1：D—F）。各亲本种减数分裂构型的 C-值在 0.948—0.984 之间。

各杂种 F_1 的体细胞和 PMC 中的染色体数目均很稳定，为 2n＝35。各杂种 F_1 减数分裂染色体配对行为见表 4 及图版 2：G—L。

表 4　*Elymus sibiricus*、*E. nutans*、*E. burchan-buddae* 及其种间杂种 F_1 减数分裂 MI 染色体配对行为（括号内的值表示各构型的变化范围）

Table 4　Meiotic pairing at metaphase I of *Elymus sibiricus*, *E. burchan-buddae*, and *E. nutans*, and their F_1 hybrids (ranges of the meiotic figures are presented in parentheses)

亲本及杂交组合 Parents and hybrid combinations	N1[a]	2n	N2	染色体构型 Chromosome configuratons						每细胞平均交叉数 Xta/cell	C-值[c] C-value
				I	II t[b]	II ro	II ri	III	IV		
E. sibiricus	H 3341	28	50	0.04	13.98	0.48	13.50			27.48	0.981
				(0—2)	(13—14)	(0—2)	(12—14)			(26—28)	
E. burchan-buddae	H 7216	28	50	0.04	13.98	1.00	12.98			27.56	0.984
				(0—2)	(13—14)	(0—5)	(9—14)			(23—28)	
E. nutans	H 7249	42	50	0.22	20.78	1.92	18.86	0.02	0.04	39.80	0.948
				(0—2)	(19—21)	(0—5)	(16—21)	(0—1)	(0—1)	(35—42)	
E. burchan-buddae	BB 6876	35	50	7.44	13.56	1.90	11.28	0.04	0.08	25.45	0.909
×*E. nutans*				(5—11)	(12—15)	(0—5)	(8—14)	(0—1)	(0—1)	(21—28)	
E. burchan-buddae	BB 6907	35	50	21.34	6.26	4.72	1.54	0.30	0.06	8.58	0.306
×*E. nutans*				(14—29)	(3—10)	(2—10)	(0—5)	(0—2)	(0—1)	(3—15)	
E. nutans×	BB 6952	35	50	7.96	13.24	2.96	10.28	0.08	0.08	23.86	0.852
E. burchan-buddae				(6—13)	(9—14)	(0—8)	(5—14)	(0—1)	(0—1)	(18—28)	
E. sibiricus	BB 7252	35	50	13.99	8.88	6.24	2.64	0.60	0.36	13.96[d]	0.499
×*E. nutans*				(8—24)	(4—12)	(4—9)	(0—7)	(0—3)	(0—2)	(6—20)	
E. nutans	BB 7299	35	50	9.96	10.33	6.58	3.75	0.68	0.42	17.33[e]	0.619
×*E. sibiricus*				(5—19)	(6—15)	(4—11)	(1—8)	(0—2)	(0—2)	(11—23)	

a. N1 为亲本种编号或杂交号；N2 为观察细胞数。N1＝Accession number or crossing number；N2＝Number of cells analysed.

b. II t 为二价体总数；II ro 为棒形二价体数；II ri 为环形二价体数。II t＝Total number of bivalents；II ro＝Rod bivalents；II ri＝Ring bivalents.

c. C-值代表染色体臂平均配对数。C-value represents mean chromosome arm pairing frequency.

d. V＝0.02 (0—1).

e. V＝0.10 (0—1)，V＝0.02 (0—1).

在 *E. burchan-buddae*×*E. nutans* 两个不同的杂交组合中，M I 减数分裂构型有较大的差异。组合 BB 6876 的染色体配对数显著地高于组合 BB 6907 的染色体配对数。前者每细胞形成 7.44 个单价体、13.56 个二价体和少数多价体，每细胞平均交叉数为 25.46。而后者每细胞形成 21.34 个单价体、6.26 个二价体和少数多价体，每细胞平均交叉数为 8.58。其反交组合 *E. nutans*×*E. burchan-buddae* 的染色体配对水平接近于组合 BB 6876，每细胞平均形成 7.96 个单价体、13.24 二价体和少数多价体，每细胞平均交叉数为 23.86（图版 2：I—K）。在 *E. sibiricus*×*E. nutans* 的正反交组合杂种 F_1 的减数分裂 M I 中，染

色体构型均较为接近。在组合 BB 7252 中观察到每细胞 13.99 个单价体、8.88 个二价体。每细胞的平均交叉数为 13.96；而在组合 BB 7299 中观察到每细胞 9.96 个单价体、10.33 个二价体，每细胞平均交叉数为 17.33（图版 2：G—H）。但 *E. sibiricus*×*E. nutans* 的正反交组合 F_1 中均出现了比 *E. burchan-buddae*×*E. nutans* 各杂交组合较高的多价体数目（见表 4 和图版 2：L）。在组合 BB 7252 的减数分裂后期 I（A I）中还观察到 1—2 个染色单体桥及染色体碎片，所有杂种 F_1 的减数分裂 A I 和 A Ⅱ 中均出现众多的延迟落后染色体，而且四分体中也包含了大量的微核。

四、讨　论

仅含多倍体物种的 *Elymus* 属种类繁多，且分布广泛，种内和种间的形态变异都很大。因此，长期以来对该属的属以下等级的分类极为混乱（Löve，1984；陈守良等，1987；郭本兆等，1987；卢宝荣等，1990）。近年来通过大量的细胞学研究，表明该属是由五个含不同基本染色体组（Haplome），即：S、H、Y、P 和 W 染色体组的祖先属，通过天然的属间杂交和杂种 F_1 染色体的自然加倍而进一步演化形成。S 染色体组起源于 *Pseudoroegneria*（Nevski）Löve，H 染色体组是来自于 *Hordeum* L.，P 染色体组是由 *Agropyron* Gaertn. 所提供，而 W 染色体组仅发现于澳大利亚和新西兰的 *Elymus* 中，是由 *Australopyrum*（Tzvelev）Löve 所提供，但是对于 Y 染色体组的供体至今尚是一个有待揭开的谜（Dewey，1984；Jensen，1990；Torabinejard *et al.*，1993）。目前已知的 *Elymus* 染色体组构成（Genomic constitution）有四倍体中的 SH，SY；六倍体中的 SHY，SPY，SWY，SSY，SS'H，SHH'；以及八倍体中的 SS'HH' 等（Dewey，1984；Jensen，1990；Lu et al.，1993）。毫无疑问，通过对 *Elymus* 属各物种染色体组构成及其亲缘关系的研究，为进一步探讨该属的起源和进化，以及各物种的种间分类鉴定提供了重要的细胞学依据。

Elymus sibiricus 为异源四倍体种（2n＝4x＝28），含 SH 染色体组（Dewey，1984），广泛分布于亚洲北部及东北部，北美地区也有引入；*E. nutans* 为异源六倍体（2n＝6x＝42），含 SHY 染色体组（Lu，1993b），主要分布于亚洲东部及中部地区。由于这两个种均属于垂穗、多小穗及小颖类型，其形态特征非常相似，而且这两个种在地理分布上也明显有重叠。传统上用于对这两个物种进行划分的形态性状，如：穗状花序的长度，颖芒的有无等，均有很大的变异。因此长期以来，对于 *E. sibiricus* 和 *E. nutans* 这两个种的分类及标本鉴定十分混乱，特别是对于采自喜马拉雅地区的材料更是如此（Bowden，1964；卢宝荣等，1990）。*E. burchan-buddae* 为异源四倍体种（2n＝4x＝28），含 SY 染色体组（Lu *et al.* 1990b），常见于我国西部和西北部的高海拔地区。将 *E. burchan-buddae* 与 *E. nutans* 互相错误鉴定的情况也不为鲜见。*E. burchan-buddae* 和 *E. nutans* 这两个种在外部形态上的唯一差异是每穗轴节上着生一枚或多枚小穗，而该性状又存在着明显的变异，故有些学者建议将它们合并为一种而采用 *E. nutans* 的名称（陈守良，1987）。然而，前人对这 3 个 *Elymus* 种细胞学的研究资料却清楚地表明，*E. sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 所含的染色体组各不相同，这意味着该 3 个物种有着不同的起源。本实验对这 3 个物种的种间杂交结果及杂种 F_1 完全不育的资料也表明 *E. sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 之间存在着明显的生殖障碍，上述这些研究结果均有力地证明

了 *E. sibiricus*、*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 是 3 个相互独立的物种，不应该予以合并。因而，要解决的问题应是如何准确地应用形态性状来鉴别这 3 个物种，并阐明它们的种间关系。

根据近年来对 *Elymus* 属中一些种的外部形态和染色体组构成的比较研究表明，*Elymus* 各个种的内稃形态变异幅度不仅很小，并且还与各物种的染色体组构成有明显的相关性，特别是在四倍体的 *Elymus* 种中这种关系更为明显（Salomon *et al*. 1992）。上述研究表明，凡含 SH 染色体组的 *Elymus* 种，其内稃的先端均为程度不同的尖形，如图版 1：A 所示 *E. sibiricus* 的内稃形态。这一性状被认为是与起源于 *Hordeum* 属的 H 染色体组的渗入有关，因为所有 *Hordeum* 种的内稃先端均为尖形；而所有含 SY 染色体组的四倍体 *Elymus* 物种，其内稃先端均为平截或圆形，如图版 1：C 所示 *E. burchan-buddae* 的内稃形态。通过本实验的观察并结合其它方面的研究，笔者还发现，亚洲地区所含 SH 染色体组的 *Elymus* 物种，其内稃脊上的纤毛均较细小而排列密集，而含 SY 染色体组的 *Elymus* 物种，其内稃脊上的纤毛较粗壮且排列较稀疏。上述所有的研究结果和发现不仅揭示了 *Elymus* 各物种的染色体组构成与其外部形态的相关关系，而且还阐明了在分类鉴定中应选用变异较小而且能在一定程度上反映种间关系的外部形态性状，本实验的结果表明利用内稃的形态特征（表 2 及图版 1：A—C）并结合其它的穗部性状，能够较为准确地对上述 3 种 *Elymus* 植物进行形态学鉴定。根据这一研究结果，现将这 3 个种的形态检索修正如下：

1. 每穗轴节通常着生一枚小穗，内稃先端呈截平或圆形……………………… 1. **E. burchan-buddae**

1. 每穗轴节通常着生二枚以上小穗，内稃先端呈尖形

　2. 颖先端通常具短芒，内稃狭披针形，脊上纤毛细小而排列密集 …………… 2. **E. sibiricus**

　2. 颖先端通常具芒尖，内稃长椭圆形，脊上纤毛较粗壮而排列稀疏…………… 3. **E. nutans**

本研究对 *E. sibiricus*×*E. nutans* 及 *E. nutans*×*E. burchan-buddae* 的种间杂种 F_1 的 PMC 减数分裂过程中染色体的配对行为的分析，表明了 *E. sibiricus* 与 *E. nutans* 含有两个相同的染色体组，即 SH 染色体组，但是这两个种所共同享有的 SH 染色体组之间的同源程度较低，这点可以通过在其杂种 F_1 减数分裂过程中形成数目较低的二价体（平均为 9.61 Ⅱ/细胞）来推知。在杂种 F_1 中所观察到数目相对较高的多价体（平均 1.04/细胞），可能是由于亲本种之一的染色体之间产生了相互易位（Translocation），并在杂种中处于杂合状态而形成。另一种解释则可能是由于 S 与 Y 染色体组之间较高的部分同源性（Homoeology）而产生的部分同源联会，这种 SY 染色体组之间相对较高的部分同源性曾在几种人工诱导形成的含 SY 染色体组的 *Elymus* 双单倍体（Dihaploid）的减数分裂研究中发现并报道（Lu *et al*.，1989；Lu et al.，1990；Lu，1992，1993a）。在组合 BB 7252 减数分裂 A Ⅰ 出现的染色单体桥和碎片则是由于亲本之一的染色体产生了倒位（Inversion）之故。上述细胞学研究结果均表明这两个亲本种的染色体组之间产生了染色体结构变异。

Elymus nutans 与 *E. burchan-buddae* 这两个种也含有两个相同的染色体组，即 SY 染色体组。与 *E. sibiricus* 和 *E. nutans* 的染色体组的同源程度相比，*E. nutans* 和 *E. burchan-buddae* 共同享有的 SY 染色体组之间的同源程度相对较高。这也可以通过 *E. nutans*×*E. buchan-buddae* 杂种 F_1 中较高的二价体形成数（平均为每细胞 13.41 Ⅱ）来反映。虽然在

组合 BB 6907 中，减数分裂 M I 的染色体配对数急剧下降至每细胞 6.26 个二价体。与组合 BB 6876 及反交组合 BB 6952 的减数分裂染色体配对水平相比较，C-值在该组合中降低了 0.5 以上，这很难用染色体配对的变异幅度或染色体组之间的修饰来解释。造成上述染色体配对数目大幅度降低的原因很可能是由于在该杂种中存在着染色体配对控制因子，其作用与在小麦 5B 染色体上发现的 Ph (Pairing homoeologous) 基因相类似。至于该配对抑制因子是来自于亲本 *E. nutans* 还是 *E. burchan-buddae*，这有待进一步的研究证实。类似于上述在减数分裂过程中染色体配对数不规则降低的现象，曾在其它 *Elymus* 种间杂种 F_1 的减数分裂染色体配对分析中发现并报道过 (Lu *et al.*，1993a，b)。另外，在 *E. burchan-buddae* 和 *E. nutans* 杂种中观察到的多价体形成的现象也表明了这两个亲本种之间染色体结构产生的变异。

由于两个四倍体种，即：*E. sibiricus* 和 *E. burchan-buddae* 的花期不遇，未能形成该两个种的种间杂种，因而不能利用染色体配对的方法来直接估计这两个种的亲缘关系。但是，另一个与 *E. burchan-buddae* 具有很高染色体组同源关系的种 *E. antiquus* (Lu *et al.*，1990b) 与 *E. sibiricus* 成功地成了种间杂种，而且该杂种形成了数目较低的染色体配对 (16.52 I +5.54 II +0.12 III，根据卢宝荣未发表资料)。因而推断 *E. sibiricus* 和 *E. burchan-buddae* 的亲缘关系也相对较远，它们仅含有一个相同的染色体组，即 S 染色体组。

上述种间杂交结果及对杂种 F_1 细胞学的分析和研究，揭示了 *E. nutans* 与 *E. burchan-buddae* 的亲缘关系明显接近，而 *E. nutans* 与 *E. sibiricus* 的亲缘关系则相对较远。这一结果虽然与传统的形态学分类结果不相吻合。传统分类的观点认为 *E. nutans* 与 *E. sibiricus* 每穗轴节均含多枚小花，故它们的亲缘关系应该接近。这两个物种也曾由此而被放在同一个属中 (*Elymus sensu* Keng)。对于 *E. burchan-buddae* 这个种，则被认为与前两个种的亲缘关系较远，被放置于另外一属中 (*Roegneria* Koch)。这一事实充分表明仅仅以形态特征为依据而建立的 *Elymus* (以及小麦族的其它一些属) 的分类系统，必须接受现代实验分类学，包括细胞学、化学分析和分子遗传学研究结果的验证。

致谢 在文本完成过程中张志耘副教授提出宝贵意见，李海明女士协助打印手稿，杨学健先生帮助洗印细胞学照片，作者在此一并表示感谢。

参 考 文 献

卢宝荣，颜济，杨俊良，1990. 新疆、青海和四川等地区小麦族植物的细胞学观察. 云南植物研究，**12** (1)：57—66

陈守良，金岳杏，吴竹君，1987. 小麦族 (Triticeae) 叶片表皮微形态观察及其分类意义的探讨. 南京中山植物园研究论文集，1—13

郭本兆等，1987：中国植物志. 北京：科学出版社，**9** (3)：7—104

Bothmer R von, Flink J, Jacobsen N et al., 1983. Interspecific hybridization with cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). Hereditas, **99**: 219—224

Bowden W M, 1964. Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrid of the genus *Elymus* in Canada and neighboring areas. Canad J Bot, **42**: 547—601

Dewey D R, 1984. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*. In Gustafson, J. P. ed. Gene Manipulation in Plant Improvement. Proc. 16th Stadler Genetics Symp., Columbia. New York: Plenum Publ Corp, 209—279

Jensen K B, 1990. Cytology and taxonomy of *Elymus kengii*, *E. grandiglumis*, *E. alatavicus* and *E. batalinii* (*Triticeae: Poaceae*). Genome, **33**: 668—673

Love A, 1984. Conspectus of the *Triticeae*. Feddes Repert, **95**: 425—521

Lu B R, 1992. Diploids of *Elymus* from the interspecific crosses *E. dolichatherus* × *E. tibeticus* and *E. brevipes* × *E. panormi-*

tanus. Theor Appl. Genet. **83**: 997—1002

Lu B R. 1993a. Cytological studies of F_1 hybrids and a dihaploid from the interspecific cross *Elymus anthosachnoides* × *E. abolinii (Triticeae, Poaceae)*. Hereditas, **118**: 7—14

Lu B R. 1993b: Meiotic studies of *Elymus* nutans and *E. jacquemontii* (Poaceae: Triticeae) and their hybrids with *Pseudoroegneria spicata* and seventeen *Elymus* species. Pl Syst Evol. **186**: 193—212

Lu B R. Bothmer R von. 1989. Cytological studies of a dihaploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum*. Hereditas, **111**: 231—238

Lu B R. Bothmer R von. 1990a. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus*. Hereditas. **112**: 109—116

Lu B R. Bothmer R von. 1990b. Genomic constitution of *Elymus parviglumis* and *E. pseudonutans: Triticeae (Poaceae)*. Hereditas, **113**: 109—119

Lu B R. Bothmer R von. 1993a: Meiotic analysis of *Elymus caucasicus*, *E. longearistatus*. and their interspecific hybrids with twenty-three *Elymus* species: *Triticeae (Poaceae)*. Pl Syst Evol. **185**: 35—53

Lu B R. Bothmer R von. 1993b: Genomic constitutions of four Chinese endemic *Elymus* species: *E. brevipes*, *E. yangii*, *E. anthosachnoids*, and *E. altissimus (Triticeae: Poaceae)*. Genome. **36**: 863—876

Lu B R. Salomon B. Bothmer R von. 1990: Cytogenetic studies of the porgenies from intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale*. Genome, **33**: 425—432

Lu B R. Jensen K B. Salomon B. 1994. Biosystematic study of hexaploids *Elymus tschimgnicus* and *E. glaucissimus*. **I** Interspecific hybridization and genomic relationship. Genome, **36**: 1157—1168

Salomon B. Lu B R. 1992. Genomic groups, morphology: and sectional delimitation in Eurasian *Elymus (Poaceae, Triticeae)*. Pl Syst Evol, **180**: 1—13

Torabinejard J. Mueller R J. 1993. Genome constitution of the Australian hexaploid grass. *Elymus scabrus (Poaceae: Triticeae)*. Genome. **36**: 147—151

Tzvelev N N. 1973. Tribe 3. Triticeae Dumort. In: Fedorov A A ed. Poaceae USSR. Leningrad: Navka Publishing house. 147—181

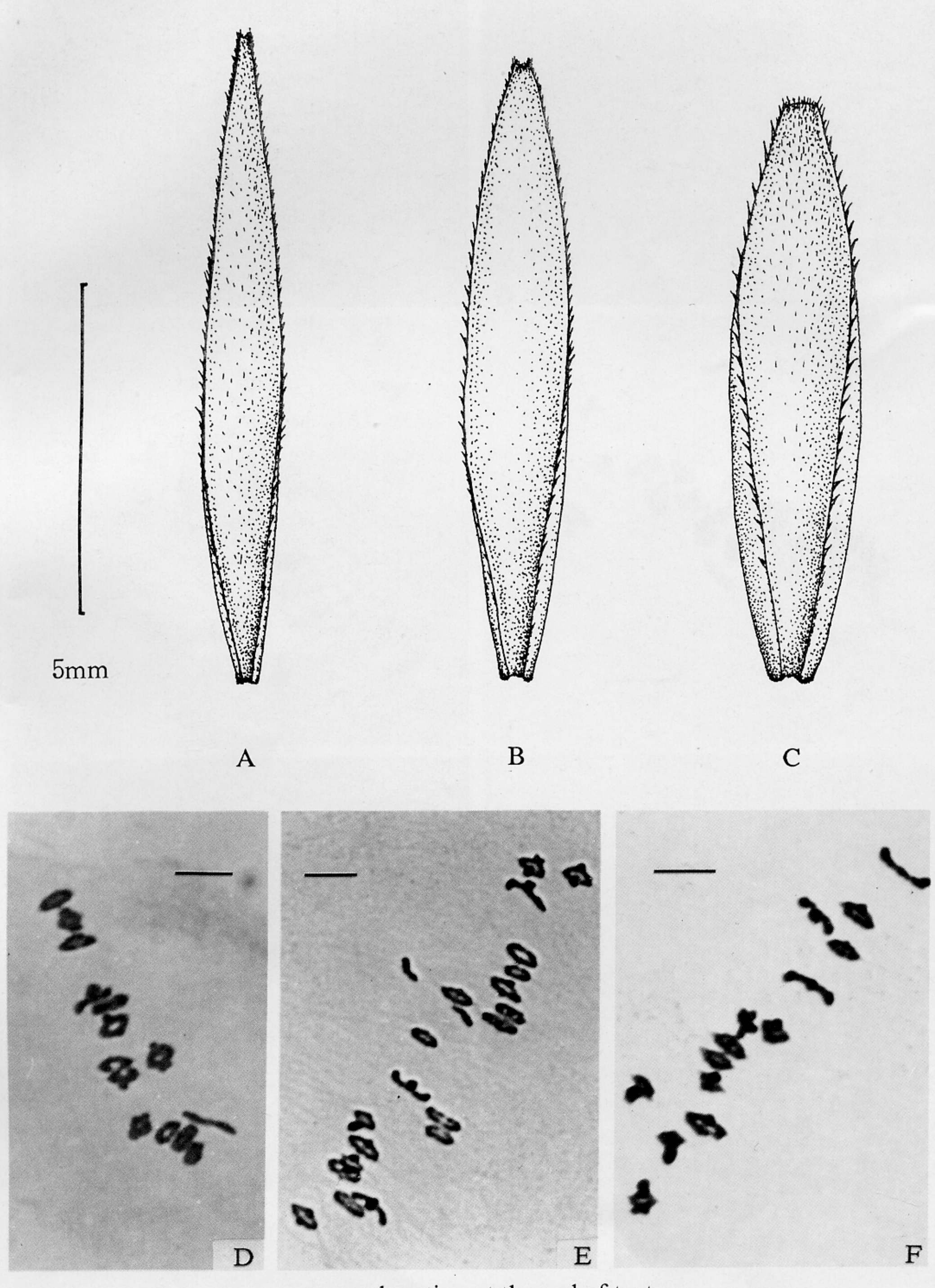
图版说明　Explanation of Plates

图版 1　*Elymus* 三个种内稃的形态（A—C）及其减数分裂中期Ⅰ的染色体构型（D—F）。

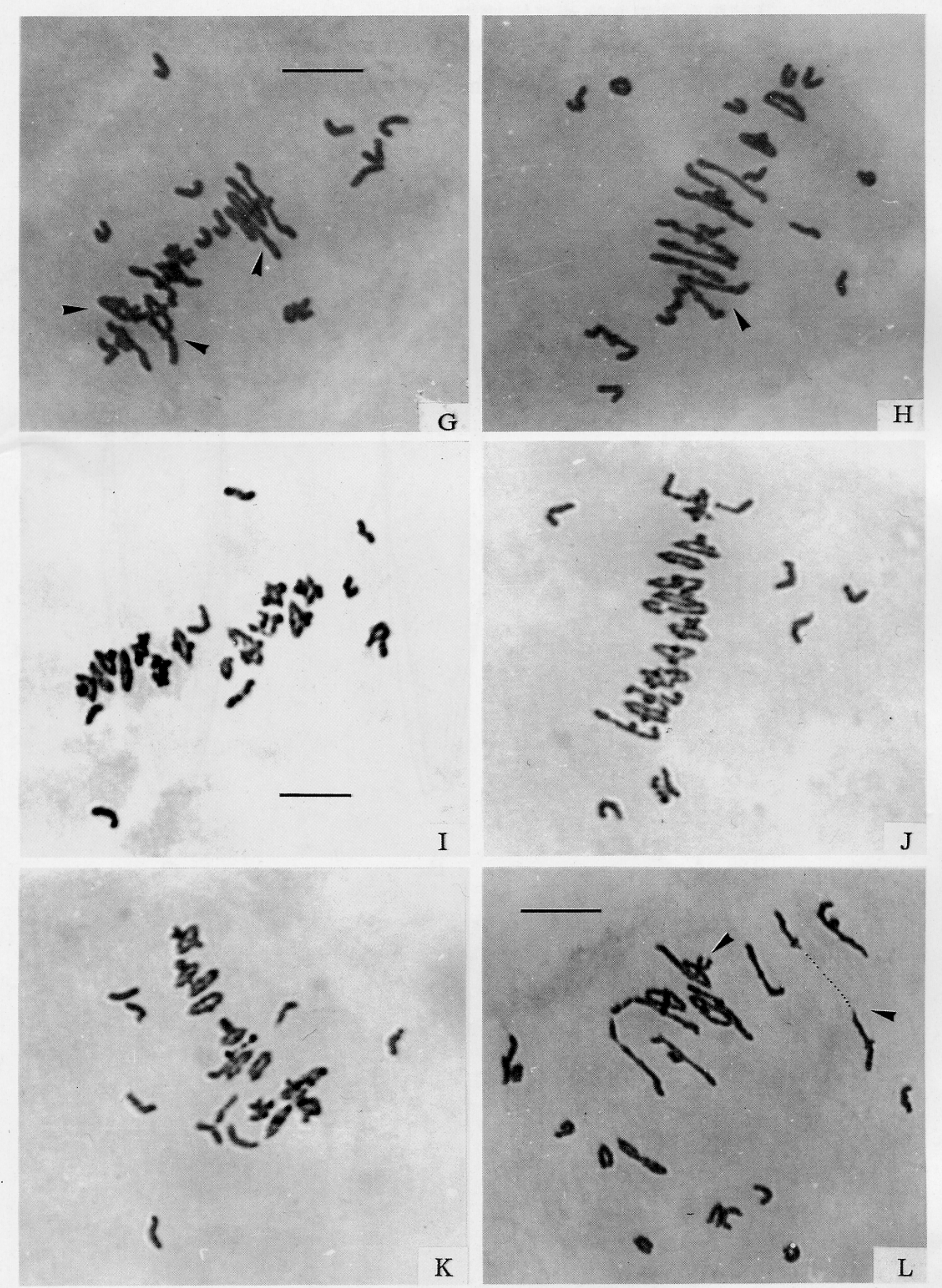
图版 2　G—L. *Elymus* 种间杂种 F_1 的减数分裂中期Ⅰ染色体构型。

Plate 1　A—C. Palea morphology of the three *Elymus* species.　A. *Elymus sibiricus*; B. *E. nutans*; C. *E. burchan-buddae*. D—F. Meiotic configurations at metaphase Ⅰ of the three *Elymus* species. D. *E. sibiricus* (2n=4x=28), 14Ⅱ (1Ⅱ ro+3Ⅱ ri); E. *E. nutans* (2n=6x=42), 21Ⅱ (4Ⅱ ro+17Ⅱ ri); F. *E. burchan-buddae* (2n=4x=28), 14Ⅱ (3Ⅱ ro+11Ⅱ ri). Bars=10 μm. (note: Ⅱ ro=Rod bivalents, Ⅱ ri=Ring bivalents).

Plate 2　G—L. Meiotic configurations at metaphase Ⅰ of the F_1 hybrids between the *Elymus* species. G—H. *E. sibiricus* × *E. nutans* (2n=5x=35). G. 13Ⅰ+6Ⅱ (4Ⅱ ro+2Ⅱ ri)+2Ⅲ (indicated by arrows)+1Ⅳ (indicated by an arrow); H. 12Ⅰ+10Ⅱ (7Ⅱ ro+3Ⅱ ri)+1Ⅲ (indicated by an arrow). I—K. *E. nutans* × *E. burchan-buddae* (2n=5x=35). I. 11Ⅰ+12Ⅱ ri; J. 7Ⅰ+14Ⅱ (3Ⅱ ro+11Ⅱ ri); K. 9Ⅰ+13Ⅱ (1Ⅱ ro+12Ⅱ ri). L. *E. nutans* × *E. sibiricus* (2n=5x=35), 11Ⅰ+9Ⅱ (6Ⅱ ro+3Ⅱ ri)+2Ⅲ (indicated by arrows). Bars=10 μm



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text